植物分类学报 31(1): 100—104 (1993)
Acta phytotaxonomica Sinica

李氏方法与 Farris 氏方法产生的分支系统树的比较

秦廷奎 段宇
(澳大利亚国立大学动植物系)

COMPARISON OF THE CLADOGRAMS PRODUCED BY LI'S METHOD AND FARRIS' METHOD

QIN TING-KUI DUAN YU
(*Division of Botany and Zoology, Australian National University, GPO Box 4, Canberra, ACT 2601, Australia*)

Abstract In order to avoid producing many equally most parsimonious trees, Li (1990) developed a new cladistic method, the Median Elimination Series (MES), to construct a single cladogram for a given data set. However, we found that Li's method can produce more than one tree if two or more taxa have the same advancement index (which is the total number of apomorphies for a taxon in a given data set), because there is no objective method to decide which taxon should be connected first and different orders of connection can produce different trees.

Li claimed that the result produced by his method did not apply the principle of simplicity (parsimony). Nevertheless, Zhang (1991) recognised that Li's method actually accepted the principle of parsimony. Here we demonstrated that Li's method also can produce the minimum-length trees.

We conclude that Li's method could produce more than one tree and the tree(s) may be the minimum-length possible. However, the length of tree(s) depends on the order of connection of the taxa. The major problems in using Li's method are discussed.

Key words *Cissus*; *Sphagnum*; Cladistic analysis; Li's method; Median Elimination Series (MES); Farris' method

摘要 中值淘汰法的主要目的是为了打破现代分支系统学中采用最简原理所带来的不确定性僵局。然而，在两个或两个以上分类单元都具有相同衍进指数的情况下，该方法也能不止产生一个分支系统树，因为没有一个客观标准来确定应该先连接哪一个分类单元，而连接的先后顺序不同，就会产生不同的分支系统树。中值淘汰法的作者认为，该法产生的结果不用简约性来判定。但是，该法也能构成最简约的分支系统树。本文还对应用中值淘汰法所面临的问题作了讨论。

关键词 白粉藤属；泥炭藓属；分支系统学分析；李氏方法；中值淘汰法；Farris 氏方法

本文承 P. Gullan 和 J. Trueman 阅读和改正英文，M. Crisp 帮助HENNIG 86 的使用，在此一并致谢。
1991. 11. 08 收稿。

中值淘汰法是李朝銮(1990)提出的分支系统学分析中的一个新方法(以下又称李氏方法)。李利用白粉藤属植物作为例子作了示范性计算，最后构成一个他认为是唯一的分支系统树。因此李认为，这打破了现代分支系统学中采用最简原理所带来的不确定性僵局。李还认为，中值淘汰法抛弃简约性原理，而以公认的进化原理作为基础。张奠湘(1991)是第一个对李氏方法作评论的。张认为，要求分支系统图的简约性并不否认进化理论在分支学上的意义。张发现，李氏方法事实上还是接受了简约性原理。

本文试图用二个实例来对李氏方法和当前流行的分支学方法产生的分支系统树作一个比较。目前非常流行的，是以 Kluge and Farris(1969) 的方法为基础建立起来的，习称 Farris-Wagner 方法，或简称Farris 方法。已有许多计算机软件用来进行分支系统学分析。其中，HENNIG86(Farris 1988) 和 PAUP(Swofford 1990) 是最好、最流行的，这二个软件常被用来寻找最简约的分支系统树。

有许多指标可以用来比较所得分支系统树的可靠性。我们采用下列二个最常用的：(1) 树的长度(tree length)—— 性状状态在树上变化的总步数，按简约原理，树越短越好；(2) 一致性指数(consistency index) (Kluge and Farris 1969)—— 用来衡量产生的分支系统树与原始数据(original data) 的一致性，在0 — 1 之间变动，一致性指数越接近1，则系统树越可靠。

例 1　白粉藤属 (Cissus L.)

白粉藤属是李朝銮(1990)用来介绍中值淘汰法的实例。任何对李氏方法进行评论和比较的文章似都有必要对李提供的资料(李朝銮 1990)进行进一步研究。我们把其中的表 2 的数据输入 PAUP 和 HENNIG86，用 Branch and Bound Search，结果产生 35 个最短的分支系统树。树长 39 步，一致性指数为 0.769。这些树的结构都基本一致(如图 1)。我们把李的用中值淘汰法产生的分支系统树输入 PAUP，结果显示：李的图 13 树长 41 步，一致性指数为 0.732，也就是说，李氏方法产生的树比 Farris 氏方法产生的树长 2 步，一致性指数也低。我们还直接把其中的表 1 (李文41 页)数据输入 PAUP，结果产生的 5 个分支系统树也比李的图 13 短，一致性指数也高。

再从树的结构上来看，最明显的差异是 Hi 在树上的位置。在 Farris 方法产生的 35 个树中，32 个显示 Hi 与 Ke 和 Tr 联在一起(图1)，而在李的图 13 中 Hi 单独形成一支，且与 Ke 和 Tr 相离较远。另外，在李的树中，Ra 单独形成一支，但在 Farris 方法中，有时 Ra 同 Av、Ad 和 As 形成一组。

由于观察到以上的差别，我们又仔细研究了李产生分支系统树的步骤。结果发现，在白粉藤属这组性状状态编码中(李文表 2)，李氏方法可以不止产生一个分支系统树。当几个分类单元具有相同的衍进指数时，例如 Gl、Ke、Tr 和 Hi 的衍进指数均为 6，As、Av、Ad 和 Ra 的衍进指数均为 12，没有一个客观的标准来选择究竟先接哪一个，李在解释分支系统树产生的过程时也没有解释清楚(李文 40 页第 6 点)。在具体操作中，李的第一步是 He、Su 相联，第二步 Re，第三步 Gl (因Gl 与 Re 在李的表 2 中排列相邻)，第四至第六步分别为 Ke、Tr 和 Hi 等等直到最后接完。其顺序应该是按衍进指数从低到高连接。但如果李的第三步选取Hi 而不是 Gl(Hi、Gl 均具有相同的衍进指数 6)，就会得到与李不同的结果(图 2)。对李的第十二步也一样，若把李的第十三步提到第十二步来，

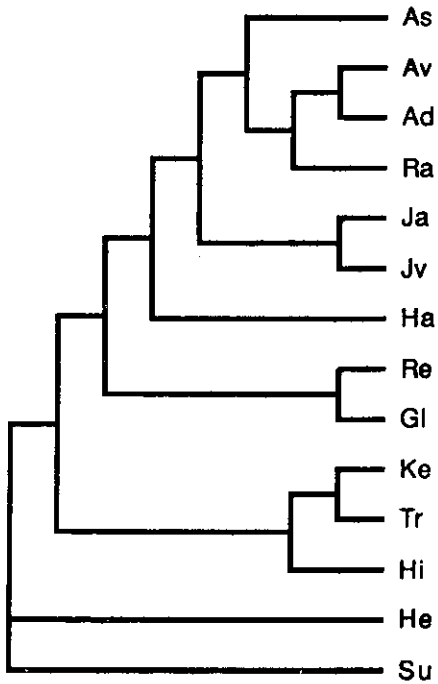

图 1 利用李的表2数据，HENNIG86 和 PAUP 产生的 35 个分支系统树之一。树长 =39，一致性指数 = 0.769。图中缩写同李文的一致。

Fig. 1 One of the 35 minimum-length trees produced by HENNIG86 and PAUP using Li's (1990) data (Table 2). Length = 39, Consistency Index = 0.769. Abbreviations are same as in Li.

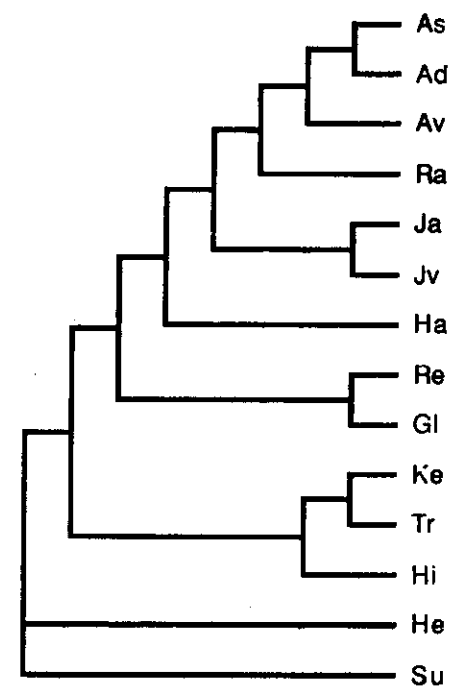

图 2 李氏方法产生的另一分支系统树与李的原图(李的图 13)不一样，比李的原图短二步。树长=39，一致性指数 =0.769。缩写同李文的一致。

Fig. 2 Another tree produced by Li's (1990) method (different from and 2 steps shorter than Li's original tree (fig.13)). Length = 39. Consistency Index = 0.769. Abbreviations are same as in Li.

即 Ad 和 Ra 交换顺序，Ra 在树上的位置也会改变(图 2 与李的图 13 比较)。有趣的是，我们用李氏方法产生的这个分支系统树(图 2)，长度与 Farris 方法产生的最短分支树一样(39 步)，一致性指数也一样，Hi 也同 Ke 和 Tr 联在一起。这只是改变了 Hi 和 Gl 及 Ra 和 Ad 的先后顺序。当然，还可以把连接其它具有相同衍进指数单元的顺序逐一调换，那就会产生许多分支系统树。所以，中值淘汰法也能不止产生一个分支系统树。中值淘汰法产生的树也有可能是最短的。

例 2 泥炭藓属 (Sphagnum L.)

何小兰和敖志文(1991)用 Wagner 的平面分异法(Wagner Groundplan Divergence Method) 对东北的 14 种和 1 变种泥炭藓属植物进行了分支系统学分析。这是一篇很理想的，可用来比较和验证中值淘汰法的文章。他们不但提供了一个 Wagner 平面分异图，而且还详细地讨论和分析了 21 个形态和解剖学的性状特征，为进行中值淘汰法和其它方法的比较提供了方便。何小兰和敖志文用 0.5 来表示处于祖征和衍征之间的中间性状状态，用 1.5 表示极端衍征状态。我们在将何与敖文中的数据输入 PAUP 和

HENNIG86时，取祖征为 0，衍征为 1（包括极端衍征1.5），而中间状态为"?"(这不会影响 PAUP 和 HENNIG86 找到最短的树)。

结果 PAUP 和 HENNIG 86 产生了84 个最短的树，树长 31 步，一致性指数 0.677(如图 3)。何小兰和敖志文的原 Wagner 平面分异图(何与敖文图1)以及我们用李氏方法产生的分支系统树(图 4)均同 PAUP 和 HENNIG86 产生的 84 个树具有相同的长

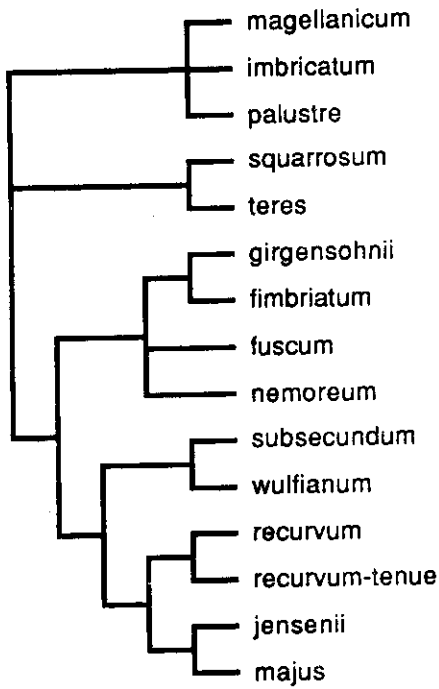

图 3　利用何小兰和敖志文(1991)表 2 的资料，PAUP 和 HENNIG86 产生的84 个泥炭藓植物的分支系统树之一。树长 =31，一致性指数 =0.677

Fig. 3　One of the 84 minimum-length trees of Sphagnum produced by HENNIG 86 and PAUP using He and Aur's (1991) data (Table 2). Length=31, Consistency index=0.677.

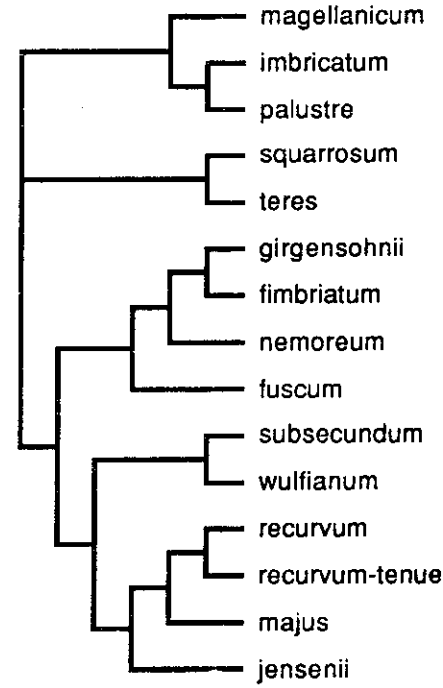

图 4　李氏方法产生的泥炭藓植物分支系统树。树长=31，一致性指数 =0.677.

Fig. 4　Tree of *Sphagnum* produced by Li's method. Length=31, Consistency index=0.677.

度，相同的一致性指数。因此再一次证明，李氏方法产生的树，也是最短(或最简约)的分支系统树。这一点在用中值淘汰法分析朱弘复(1984)的蝙蝠蛾资料时也得到了证明。结果在此不予列出。

结　论

中值淘汰法(或李氏方法)并没有解决现代分支系统学中往往不止产生一个最短的分支系统树的问题，因此并没有打破采用最简原理所带来的不确定性僵局。该法也利用了最简原理，因而也能产生最短的分支系统树。

讨 论

中值淘汰法要想达到只产生一个唯一的分支系统树的目的，必须解决在二个或二个以上分类单元具有相同衍进指数的情况下，先接哪一个的问题。但这看来是很不容易的。

关于怎样解决同时产生许多一样最短的分支系统树的问题，目前有两种主要观点：一是用 Consensus tree（如Anderberg and Tehler 1990），就是综合所有相同的最简约的树的信息；二是以 Farris 为首的，认为在许多最短的分支系统树中，必有一个是反映真正生物进化关系的，已有人提出怎样才能找到这一真正的系统树（如 Carpenter 1988）。

由于李氏方法也能产生最短的分支系统树，所以，在分支系统学分析中应该是有用的。但是，目前只能用手工的方法，特别是在分类单元比较多时，手续就比较繁杂，在求取中值类群性状组合时，就容易出差错。该法要得到广泛接受和应用，必须要借助计算机的帮助。但我们发现，要把中值淘汰法编成计算机程序来运算，有些关键问题还必须解决。在李的推论步骤中，有的地方用的标准自相矛盾。比如第四步中，Ke 与 Re、Gl 和 M3 配比有最高中值衍进指数 3，但不包含 M3，因此 Ke 只能与 M3 相接，形成新分支。但在第七步，同样情况，即 Ha、Re，Gl 和 M3 配比均有最高中值衍进指数 4，也不包含 M3，李却淘汰不用。

我们同意张奠湘的结论：李氏方法并不比 Farris 方法优越。但我们还认为，中值淘汰法是一新方法，许多关键性问题还需解决。不过应该看到，在分类单元不多的情况下，该法比较简便，用不着进行复杂的计算机计算也能产生有参考价值的分支系统图。

参 考 文 献

[1] 朱弘复，1984：中国蝙蝠蛾属支序分类(鳞翅目：蝙蝠蛾科)。动物分类学报，**9** (4)：397 — 401。

[2] 李朝銮，1990：一个新的分支系统分析方法、中值淘汰法。植物分类学报，**28**(1)：34 — 53。

[3] 何小兰、敖志文，1991：中国东北泥炭藓植物的分支系统学分析。植物分类学报，**29** (2)：131 — 141。

[4] 张奠湘，1991：简约性，极性分析及中值淘汰法—— 与李朝銮先生商榷。植物分类学报，**29** (3)：283 — 287。

[5] Anderberg, A. and Tehler, A. 1990: Consensus trees, a necessity in taxonomic practice. *Cladistics*, **6**: **399 — 402.**

[6] Carpenter, J. 1988: Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, **4**: 291 — 296.

[7] Farris, J. S. 1988: HENNIG86. Program and documentation. Port Jefferson Station, New York, USA.

[8] Kluge, A. and Farris, J. S. 1969: Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, **18**: 1 — 32.

[9] Swofford, D. L. 1990: PAUA: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0. Program and Manual. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois USA.